

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КОЛОСКОВ В СОЦВЕТИИ ВИДОВ РОДА *CAREX* (ПОДРОД *KREZETOVICZIA*, *CYPERACEAE*) И АНОМАЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ СТРОЕНИЯ ЦВЕТКА

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ (07–04–00877) и интеграционного проекта СО РАН (№ 5.15).

Рассмотрена морфологическая изменчивость дифференциации колосков в соцветии у представителей рода *Carex* из подрода *Krezetoviczia* (Cyperaceae). Выявлены и описаны основные морфологические отклонения от типичной тычиночной формы верхнего колоска и варианты аномального строения цветка для видов из секции *Phacocystis*.

Род *Carex* L. (Осока) относится к числу наиболее крупных родов высших сосудистых растений и включает около 2000 видов [1, 2]. Представители рода *Carex* играют значительную роль в растительном покрове Северной Евразии: на территории России и сопредельных государств произрастает 346 видов [2]. Многие виды осок играют существенную роль в структуре и продуктивности фитоценозов большинства почвенно-растительных зон, начиная от тундр и кончая пустынями и высокогорьями [1]. Некоторые виды осок являются одними из главных компонентов естественных кормовых территорий [3]. Кроме того, род *Carex* является таксономически сложным объектом изучения ввиду значительного полиморфизма и сложности разграничения отдельных таксонов.

Большую таксономическую ценность для систематики осок представляет строение генеративных органов. Основные пути половой специализации соцветий у осок следующие [2]. Представители подрода *Vignea* (Beauv. ex Lestib.) Peterm. имеют андрогинные (тычиночные цветки расположены в верхней части колоска, а пестичные – в нижней) и гинеандрические (тычиночные цветки расположены в нижней части колоска, а пестичные – в верхней), редко однополые колоски. Для видов подрода *Psyllophora* (Degl.) Peterm. свойственны одиночные андрогинные, тычиночные и пестичные колоски. В подрode *Vigneastra* (Tuckerm.) Kük. выявлены только андрогинные колоски. Однополые колоски характерны для подродов *Carex* и *Krezetoviczia* T.V. Egofova, однако у них, особенно у представителей типового подрода, нередки и обоополые колоски – андрогинные и гинеандрические.

Значительная часть диагностических признаков в строении соцветий и отдельных колосков осок была выявлена еще на ранних этапах развития систематики этого рода [1]. Однако существует ряд отклонений у отдельных видов от общепринятой характеристики по этому признаку. Недостаточные сведения об изменчивости соцветий у видов, в том числе и различных аномалий в структуре ряда органов, приводят к неточному, а иногда и ошибочному описанию морфологически отклоняющихся форм в качестве самостоятельных таксонов. В качестве примера можно привести описанный Н.Н. Цвелевым [4] из Таджикистана *C. transalaica* Tzvel., который, по мнению многих авторов [2, 5], представляет собой андрогинную форму широко распространенного в Центральной и Средней Азии вида *C. orbicularis* Boott из секции *Phacocystis* подрода *Krezetoviczia*.

Виды рода *Carex* из подрода *Krezetoviczia* во флоре Азиатской России были изучены в природной обстановке (Республики Алтай и Бурятия, Иркутская и Читинская области) и в гербарных коллекциях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Московского государственного университета (MW), Главного ботанического сада РАН (г. Москва, МНА), Томского государственного университета (ТК), Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток, VLA), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, NSK, NS), Иркутского государственного университета (IRKU), Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск, IRK), Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, SVER). Выявлена высокая изменчивость признаков половой специализации терминального колоска (вместо обычного типично тычиночного) для некоторых видов из подрода *Krezetoviczia*.

Подрод *Krezetoviczia* представлен во флоре Азиатской России 40 таксонами из пяти секций. Его представители характеризуются соцветиями, состоящими из верхушечного тычиночного колоска и нижних пестичных колосков (нередко на верхушке с тычиночными цветками), изредка все колоски андрогинные или гинеандрические. Первый вариант строения соцветий характерен для видов секций *Tuminensis* Y.L. Chang et Y.L. Yang, *Forficulae* Franch. ex Raymond и *Phacocystis* Dumort. (исключение составляют виды *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth, *C. hindsii* C.B. Clarke с гинеандрическими колосками). Для видов секции *Praelongae* (Kük.) Nelmes свойствен верхний тычиночный колосок, редко гинеандрический, нижние колоски пестичные или гинеандрические. У представителей секции *Temnemis* (Rafin.) V. Krecz. верхний колосок тычиночный, нижние пестичные или андрогинные.

Сведения о пределах изменчивости признаков соцветий осок имеют большое значение для их диагностики, особенно в тех случаях, «когда признакам соцветия придается большой вес и когда есть опасность его априорного преувеличения и неправильной оценки» [1. С. 109]. Для того чтобы избежать неточностей при определении осок, ниже приведены основные варианты морфологических отклонений от типичной (тычиночной) формы половой специализации верхнего колоска, которые выявлены преимущественно у видов из секции *Phacocystis*.

1. **Гинеандрический вариант.** Верхний колосок гинеандрический вместо тычиночного. Выявлен у некоторых видов секции *Phacocystis*. Ниже приведены виды и этикетки конкретных гербарных экземпляров.

Subsect. *Rigidae* Fries ex Kük.:

C. bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub: **Россия. Республика Бурятия:** Саянские горы, Нора-Хоре, Иркутская губерния, Тункинский район, 2 VIII 1902, В.Л. Комаров (LE); Восточные Саяны, Тункинские альпы, хр. Убурт-Хонголдай, в подгольцовом поясе, на песчаном хорошо дренированном берегу реки, 2 VIII 1957, Л.И. Малышев, Н.В. Мистюра (LE); Тункинский р-н, в 40 км от п. Монды, вверх по течению р. Иркут, устье р. Сусар, правый берег Иркуты, заболоченный, h = 1860 м, 18 VIII 2007 И.Н. Маклакова, А.А. Петрук (NSK); Тункинский р-н, в 40 км от п. Монды, вверх по течению р. Иркут, правый берег Иркуты, заболоченный, h = 1886 м, 19 VIII 2007, И.Н. Маклакова, А.А. Петрук (NSK). **Читинская область:** Тунгино-Олекминский район, Тунгирский хр., в истоках р. Гананги, голец Ганангинский, мохово-лишайниковая тундра, 18 VIII 1966, В.Н. Сипливинский (LE).

C. bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *rigidioides* (Gorodk.) T.V. Egorova: **Монголия:** Архангайский аймак, г. Даш-Дагва-ула в 30 км к ЮЗ от Хангай-сомона, болотистый осоковый луг, в долине р. Хулирт, № 495, 23 VII 1972, Д. Банзрагч, И.А. Банникова, З.В. Карамышева, Н. Манибазар, Булецент, Мунхбаяр (LE).

Subsect. *Orbiculares* T.V. Egorova:

C. orbicularis Boott subsp. *orbicularis* f. *gynecandra* Malyshev: **Таджикистан:** Горно-Бадахшанская АО, бассейн р. Билянд-Киик, пойма долины второго порядка на правом берегу р. Биляндкиик близ устья притока Джалдиксай, 3400 в.н.м., № 8195, 21 VIII 1958, Л. Сидоров (MW); **Киргизия:** Джалалабадская область, Ленинский район, 2150 в.н.м., № 363, 30 VI 1945, Арманд (MW); In humidis alpium Naryn ad torrentem Ken-Su, № 896 (1076), 1840, Kar. et Kir.(LE).

C. orbicularis subsp. *altaica* (Gorodk.) T.V. Egorova: **Россия. Республика Алтай:** Кош-Агачский аймак, Чуйский хребет, ущелье р. Чеган-Узун (низовье), ущелье Кызыл-Чин близ пос. Чеган-Узун, песчаный берег, 22 VIII 1937, Б.А. Штакельберг, И.Г. Кнорринг (LE).

У видов из подсекции *Vulgares* Aschers. встречается редко.

C. appendiculata (Trautv. et C.A. Mey.) Kük.: **Россия. Республика Бурятия:** кары в истоках р. Баргузин, 11 VIII 1964, В. Сипливинский (LE).

Впервые на гинеандрическую форму *C. orbicularis* обратил внимание Л.И. Малышев, выделив ее в 1985 г. в гербарии как форму – f. *gynecandra* – с хр. Сайлюгем (h = 2300 м), р. Уландрык в Республике Алтай. Как показало изучение гербарного материала, эта форма встречается довольно часто на протяжении всего ареала данного вида (Алтай, Средняя и Центральная Азия). Гинеандрическую форму *C. bigelowii* subsp. *ensifolia* мы наблюдали в Восточных Саянах. Эта форма встречалась там с частотой, характерной для типичной формы.

2. **Андрогинный вариант.** Вместо верхнего тычиночного колоска развивается андрогинный. Выявлен у некоторых видов sect. *Phacosystis*.

C. bigelowii subsp. *ensifolia*: **Россия. Красноярский край:** с. Крестик 1, хр. Белогорье, Тушкинское, моховая тудра, каменники, 15 VIII 1949, Ал.А. Федоров, Ан.А. Федоров, А.А. Никитин, П.К. Красильников (LE); **Иркутская обл.:** Бассейн оз. Байкал, верховья р. Снежной, голец, у ручья, 20 VIII. 1912, В.И. Смирнов

(LE); **Читинская область,** Акиншинский у., г. Сохондо, близ оз. Букукунского, на заболоченных участках, № 419 а, 28 VI 1913, В.И. Смирнов (LE); Тунгино-Олекминский район, Тунгирский хребет, в истоках р. Гананш, голец, мохово-лишайниковая тундра, 18 VIII 1966, В.Н. Сипливинский (LE).

C. lugens Holm: **Россия. Республика Саха – Якутия:** Якутская АССР, Томпонский район, бассейн р. Томпо, р. Сейюле (левый верхний приток) в 10 км от истоков, в мелкозлаковом моховом ернике на террасе реки, № 21/3, VII 1956, И.Д. Кильдюшевский (LE).

C. spongifolia A.E. Kozhevnikov: **Россия. Приморский край:** Ханкайский р-н, побережье оз. Ханка, между пос. Турий Рог и Новокачалинск, выс. 133.7 над ур.м., песчаные дюны, плотные дерновины с отдельными длинными вертикальными побегами (в песке) часто, 2 VII 1985, А.Е. Кожевников, З.Е. Кожевникова (MW).

C. transalaica Tzvel.: **Таджикистан:** северо-западный Памир, бассейн р. Каинды, болото в тенистом березовом лесу по правому берегу р. Каинды, в 8–9 км выше ее устья, около 3100 м над ур.м., № 1563, 20 VIII 1958, Н. Цвелев (LE).

3. **Смешанный вариант.** Встречается реже и характеризуется следующими признаками: женские цветки располагаются в срединной части соцветия, а в верхней и нижней – тычиночные цветки.

Выявлен у *C. tuminensis* Kom. из секции *Tuminensis*: **Россия:** Камчатка, берег р. Аван, 1908, В.Л. Комаров (MW).

Все перечисленные выше формы наблюдались у растений, произрастающих преимущественно в высокогорных районах. Следовательно, логично предположить, что данный признак (половая специализация верхнего колоска) зависит от экологических факторов. Согласно эколого-гормонально-генетической концепции регуляции проявления пола у растений [1, 6] факторы внешней среды вызывают изменение в содержании тех или иных гормонов, которые регулируют проявление пола. Ю.А. Алексеев, опираясь на данную концепцию, предположил, что «различные формы половой дифференциации возникали, главным образом, под влиянием различных комплексов экологических факторов» [1. С. 209]. Об этом, по его мнению, свидетельствуют особенности географического распространения видов осок с андрогинными и гинеандрическими колосками – осоки подрода *Vigneastra* с андрогинными колосками распространены в тропиках или субтропиках, осоки подрода *Carex*, имеющие гинеандрические колоски, тяготеют к высоким широтам и высокогорьям. По мнению Ю.А. Алексеева, сейчас невозможно назвать какой-либо один экологический фактор или сочетание нескольких, которые способствовали бы появлению гинеандрических колосков в эволюции осок [1]. Не противоречит этому и идея первичности андрогинных колосков [2, 7, 8]. По мнению Т.В. Егоровой, в процессе эволюции они трансформировались в тычиночные, пестичные и гинеандрические [2].

Основываясь на всех этих гипотезах, можно сделать вывод о том, что у *C. orbicularis* s.l. и *C. bigelowii* s.l. процесс формирования гинеандрических колосков из тычиночных и тычиночных – из андрогинных полностью не завершён, поэтому наряду с типичными расте-

ниями с верхним тычиночным колоском в высокогорьях у них встречаются экземпляры с андрогинным или гинеандрическим верхним колоском. Как считает Т.В. Егорова, такая трансформация обусловлена суровыми условиями высокогорий, в которых расположение тычиночных цветков в нижней части колоска биологически более целесообразно, так как это, возможно, лучше предохраняет пыльцу от повреждения заморозками [1–3].

Как показали наблюдения, перечисленные выше отклонения от типичных вариантов половой дифференциации колосков в соцветиях, чаще рассматриваемые как аномалии, в свою очередь, нередко сопряжены с изменением и в других структурах, например в цветке и мешочке. Значение данных по тератам для систематики и филогении в семействе Cyperaceae Juss. обосновано в ряде работ [1, 3, 9–12]. Согласно опубликованным данным, аномальные мешочки были обнаружены в основном у некоторых видов рода *Carex* подродов *Vignea*, *Carex*, *Kreczectoviczia* (*C. acuta*, *C. cespitosa*, *C. nigra*, *C. vulgaris*). Нами выявлены аномальные мешочки еще у некоторых видов подрода *Kreczectoviczia*: *C. orbicularis*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*, *C. lyngbyei* Hornem. subsp. *cryptocarpa* (C.A. Mey.) Hult., *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve, *C. aquatilis* Wahlenb. Случаи аномального роста и развития морфологических структур позволяют решить особенно сложные проблемы, связанные с появлением или развитием того или иного признака [13]. Особое значение имеют аномалии генеративной сферы. Структурные изменения могут затрагивать как весь цветок, так и отдельные его части.

Цветки у представителей рода *Carex* однополые, без околоцветника, собранные в тычиночные, пестичные или в смешанные колоски. Гинецей (завязь) заключен в замкнутый орган – мешочек, обычно суженный на верхушке в носик, из которого наружу выставляется часть столбика и 2–3 рыльцевые нити [2]. Согласно гипотезе С. Kunth [14], мешочек осок представляет собой сросшийся своими краями первый прицветник боковой оси. Эта гипотеза основана на данных сравнительной морфологии соцветий представителей *Carex* и других родов трибы *Cariceae* Dumort., а также на данных по тератам [3].

Наши исследования показали, что отклонение от типичного распределения пола верхнего колоска обычно сопряжено с аномалиями в строении цветка и плода. Эти аномалии можно объединить в две группы:

1. *Срастание мешочков и плодов*. На тератологических экземплярах *C. aquatilis*, *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, гинеандрической и андрогинной формы *C. orbicularis*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia* можно наблюдать непрерывный ряд срастания нескольких (чаще двух) мешочков с образованием одного мешочка крупного размера (рис. 1, А). Срастание двух мешочков, заключающих внутри себя по двухрыльцевому цветку, иногда приводит к формированию одного четырехрыльцевого цветка (рис. 1, А, 3) или одного трехрыльцевого цветка вследствие редукции одного рыльца. Часто в одном непропорционально большом мешочке находятся два цветка разного размера, на укороченной оси, при этом из мешочка выходят четыре рыльца, не сросшиеся между собой (рис. 1, А, 2).

Выявлены случаи, когда у экземпляров *C. orbicularis* и *C. bigelowii* в некоторых мешочках находилась укороченная ось, у основания которой сидел пестичный цветок, а выше – пестичный цветок, заключенный в мешочек (рис. 1, Б, 1). Данная аномалия встречается еще у одного вида *C. glareosa* и, по мнению Егоровой, возможно, представляет собой реверсию, свидетельствующую о более сложном строении соцветий у анцестральных форм осок [3]. Егорова сделала предположение, что из мешочков таких форм выходили оси с сидящими на них мешочками, в которых развивались обоеполые колоски.

У некоторых тератологических образцов *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica* (рис. 1, Б, 2) в мешочке на укороченной оси располагается плод, за ним мешочек, внутри которого находятся два сросшихся плода, а за мешочком еще один плод; рылец у некоторых цветков два, у других – три. Другой случай, изображенный на рис. 1, Б, 3, возможно, также свидетельствует о сложном строении соцветий у анцестральных форм осок: внутри некоторых мешочков *C. bigelowii* s. l. из Якутии развита укороченная колосковая ось, несущая две «мешочкоподобные» чешуи зеленого цвета, в пазухах которых расположено по одному цветку, причем столбики в средней части сросшиеся и рыльце двураздельное. Следствием таких аномалий является изменение числа рылец, которое в нормальных случаях представляет собой постоянный признак у видов отдельных секций и в некоторых случаях даже подродов. Для видов подрода *Kreczectoviczia* характерно наличие двух рылец.

Помимо описанных выше и возникающих вследствие аномального развития цветка и плода известны также случаи варьирования числа плодолистиков, которые не сопровождаются какими-либо изменениями в репродуктивных органах. Эти случаи можно расценивать также как аномалии. Например, два и три рыльца зафиксированы у *C. orbicularis* (Алтай, Таджикистан, Киргизия), *C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. (Красноярский край), *C. orbicularis* subsp. *altaica* (Алтай), *C. middendorffii* Fr. Schmidt (о. Сахалин). В большинстве случаев цветки с тремя рыльцами были представлены в небольшом количестве и преимущественно располагались в срединной или нижней частях соцветия, очень редко – в верхней его части.

2. *Обоепольный цветок*. В тератологических случаях у *C. cespitosa* (Чукотка) в мешочках присутствуют 1–3 развитых тычинки, которые обычно выставляются из мешочка. В одном случае в мешочке был развит только тычиночный цветок, состоящий из одной тычинки, пестичный цветок был редуцирован (рис. 1, Б, 1); в другом – тычиночный, представленный одной или двумя тычинками, и пестичный цветки были одинаково хорошо развиты (рис. 1, Б, 2). Подобные случаи для некоторых видов были описаны в литературе [3, 11].

Мы разделяем точку зрения Т.В. Егоровой, «что такого рода явления представляют собой реверсии» [3], которые по существу служат доказательством того, «что мешочки осок вместе с пестичными цветками – это редуцированные однополые колоски и что анцестральные колоски были обоеполыми». Это наглядно подтверждают данные тератологии.

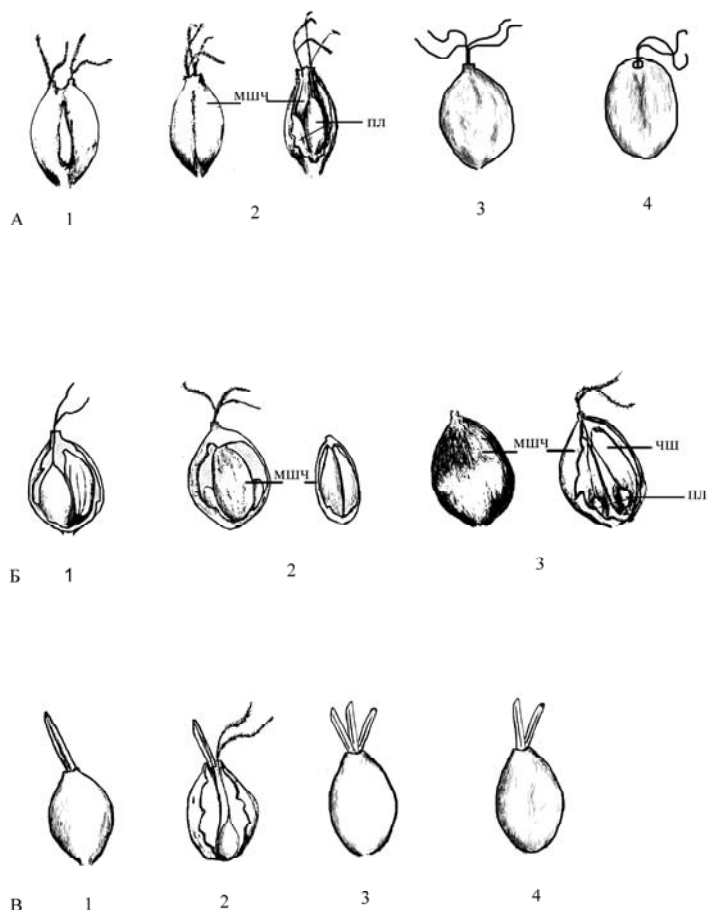


Рис. 1. Аномальные варианты строения цветка у видов подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex*.
 А – этапы постепенного срастания мешочков, вид снаружи и внутри мешочка:
 1, 2, 4 – *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *C. aquatilis*; 3 – *C. orbicularis*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*;
 Б – развитие нескольких цветков в мешочке: 1 – *C. orbicularis*, *C. bigelowii*; 2, 3 – *C. bigelowii*;
 В – обоеполые цветки – *C. cespitosa*. Обозначения на рисунке: мшч – мешочек, пл – плод, чш – кроющая чешуя

Очень редко в рассматриваемом подроде, который представлен однодомными растениями, встречаются однополые особи. В качестве примера можно привести популяцию мужских растений *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica* на северо-западе Путорана: оз. Капчук, болота с пятнами голого суглинка в седловине на плато, на пятнах, 20 VIII 1980, № 396, Ю. Кожевников (LE).

Появление аномалий в строении цветка не всегда строго сопряжено с отклонением в строении соцветий. Иногда такие изменения наблюдаются у нормальных растений типичной формы. «Каждый организм и его части в потенции имеют гораздо более широкие генетические возможности развития, чем это обычно проявляется в их морфологии. Когда условия среды отличаются от обычных, проявление нормы развития так же

изменяется. ...при этом организм упорно направляет свое развитие по такому пути, в завершении которого образуется характерная форма» [13].

Тератологические случаи, возможно, в некоторой степени «приоткрывают» нам какой-то эволюционный этап в формировании определенного органа или структуры. В нашем случае мы наблюдаем обоеполые соцветия сложного строения, вероятно, имевшие место в эволюции генеративной сферы рода *Carex*.

Описанные выше примеры определенно показывают, что пределы изменчивости отдельных признаков в соцветии обязательно должны учитываться и включаться в описания таксонов с расширением их морфологического диагноза. Только при таком подходе можно избежать ряда неточностей и ошибок в диагностике осок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Ю.А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М.: Аргус, 1996. 251 с.
2. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.
3. Егорова Т.В. Осоки СССР. Виды подрода *Vigna*. М.: Наука, 1966. 266 с.
4. Цвелев Н.Н. О некоторых новых и малоизвестных видах Памира // Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР. М.; Л., 1960. Т. 20. С. 429–432.

5. Овчинников П.Н. Критические замечания о новой для Памира осоке (*Carex transalaica* Tzvel.) // Известия отделения биологических наук АН Таджикской ССР. 1962. Вып. 1 (8). С. 134–135.
6. Чайлахян М.Х., Хрянин В.И. Пол растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. 177 с.
7. Алексеев Ю.Е. Эволюция соцветий видов рода *Carex* L. в аспектах проблем эволюции пола у покрытосеменных растений // Современные проблемы филогении растений. М.: Наука, 1986. С. 57–58.
8. Reznicek A.A. Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae) // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68, № 7. P. 1409–1432.
9. Boott F.M.D. Illustration of the genus *Carex*. London, 1858. Pt. 1. P. 1–74, pl. 1–200; 1860. Pt. 2. P. 75–103, pl. 201–310; 1862. Pt. 3. P. 105–126, pl. 311–411; 186. Pt. 4. P. 127–2333, pl. 412–600.
10. Ridley H.N. Teratological notes on plants // J. Linn. Soc. 1884. Vol. 20. P. 45–48.
11. Penzig O. Pflanzen-Teratologie. Berlin. 1922. Bd. 3. P. 421–436.
12. Toivonen H. Synflorescence structure of some hetero-, homo- and monostachyae sedges (*Carex*, Cyperaceae) // Ann. Bot. Fenn. 1993. Vol. 30. P. 21–42.
13. Дорофеев В.И. Тераты крестоцветных: их место в эволюции и систематике семейства // Turczaninowia. 2002. Т. 5, Вып. 4. С. 23–30.
14. Kunth C.S. Über die Natur des schlauchartigen Organs (utriculus) welches in der Gattung *Carex* das Pistill und spatter die Frucht einhüllt // Wiegmanns Archiv Naturgeschichte. 1835. Bd. 2. S. 351–353.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 29 июля 2008 г.